63

и качество кормовых объектов, погодные условия (осадки, сила ветра, глубина снежного покрова и промерзания почвы), антропические факторы, численность врагов.

Гамбарян П. П., Карапетян В. С., Айрумян К. А., Казарян К. Г., Межлумян С. К. К экологии прометеевой полевки. - Материалы по изучению фауны Армянской ССР, 1957, вып. 3. Зоол. об., вып. 10, с. 5—16. Казнаков А. Н. Несколько наблюдений над образом жизни Spalax microphthalmus Güld

и Prometheomys schaposchnikovi Sat.— Изв. Кавк. музея, 1908, 4, с. 142—149.

Ляйстер Ю. А. Экология прометеевой полевки и энтомофауна ее нор и гнезд в высокогорьях Грузии: Тез. докл. секции защиты растений. Науч. конф. профессорско-преподавательского состава и аспирантов ЛСХИ, посвященная 50-летию Совет-ской власти. Пушкин, 1967а, с. 28—29.

Ляйстер Ю. А. Фауна насекомых в норах кавказского эндемика прометеевой полевки.—

Энтомол. обозрение, 1967б, 46, вып. 1, с. 185-200.

Ляйстер Ю. А. Питание прометеевой полевки и его влияние на травостой высокогорных пастбищ. Защита растений от вредителей и болезней.— Зап. Ленингр. с.-х. ин-та, 1970, 127, с. 219—229. Ляйстер Ю. А. Роющая деятельность прометеевой полевки. Защита растений от вре-

дителей и болезней. - Там же, 1972, 190, с. 83-88.

Ляйстер Ю. А. Некоторые данные по зимней деятельности прометеевой полевки. Защита растений от вредителей и болезней. Там же, 1973, 212, с. 96-97.

Ляйстер Ю. А. Особенности поведения прометеевой полевки, связанные с добыванием и заготовкой корма. Защита растений от вредителей и болезней.— Там же, 1975, 270, с. 126—129. Огнев С. И. Грызуны Северного Кавказа. Ростов/на Д, 1924, с. 1—61.

Тиров С. С. К биологии и распространению Prometheomys schaposchnikovi Sat. - Уч. зап. / Сев.-Кавк. ин-т краеведения, 1926, 1, с. 23-30.

Яценко Е. Н. Питание прометеевой полевки (Prometheomys schaposchnikovi Sat.).— Уч. зап. / Сев.-Осет. пед. ин-т Сер. физико-математическая и биологическая, 1957, 21, вып. 1, с. 89—92. Яценко Е. Н. Биология и экологическое значение прометеевой полевки в высокогорных

районах Северной Осетии и Қазбекском районе Грузии: Автореф, дис. ... канд. биол. наук. М., 1960.- 13 с.

Зоологический институт АН СССР

Поступила в редакцию 1.VII 1981 г.

УДК 596:578.088.78

В. А. Свиженко

АНАЛИЗ СПЕКТРАЛЬНЫХ ХАРАКТЕРИСТИК ЗВУКОВЫХ СИГНАЛОВ ЛАСТОНОГИХ

Звуковая сигнализация ластоногих до настоящего времени изучена крайне слабо, однако многие исследователи, изучающие поведение этих животных полагают, что звук должен играть важную роль в их жизни. Посредством сигналов, как правило, передаются сообщения о месте пребывания животного, чтобы не терял связи с остальным стадом, осуществляется предупреждение и вызов соперников на борьбу, призыв самки, партнеров по группе и т. д. Некоторые авторы (Poulter, 1963; Schewill, Watkins а. Ray, 1963), записавшие подводные звуки, полагают, что ластоногие могут использовать их в целях ориентации в окружающем подводном мире. Исследования в области акустических способностей ластоногих важны при решении вопросов их охраны для рационального ведения хозяйственного промысла, при разработке систем управления их поведением.

Звуковые сигналы, издаваемые ластоногими даже на уровне единичной особи, обладают существенной изменчивостью. Эти животные мычат, кашляют, булькают, стучат зубами, ворчат, издают тихий предупреждающий свист и другие звуки. В этой индивидуальной изменчивости «тонут» внутрипопуляционные, внутривидовые и часто межвидовые отличия. Поэтому вначале необходимо было добиться стабильной, устойчивой и повторяемой оценки сигналов, а затем уже переходить к описанию интересных для зоолога особенностей коммуникации животных в различных условиях. К сожалению, проблема «борьбы с изменчивостью» и получения стабильных и достоверных оценок пока полностью не решена, поэтому описанные в статье методические подходы могут быть полезными при решении некоторых аспектов этой проблемы.

При изучении этого вопроса выяснилось, что процесс сигнализации ластоногих вероятностный, поэтому избежать методологии анализа случайных акустических процессов оказалось невозможным. Введение такой методологии приводит к усложнению обработки материалов, но оно предопределено структурными особенностями сигналов животных.

Материал и методика. Исследования коммуникационных звуковых сигналов ластоногих проводились в два этапа. Вначале записывались сигналы в естественных условиях, а затем проводилась их обработка в лаборатории. Звуковые сигналы ларги (Phoca vitulina L.) и сивуча (Eumetopias jubatus S chreber) были записаны во время Дальневосточной экспедиции (о. Сахалин, Курильские о-ва) лаборатории физической этологии Института зоологии АН УССР в 1978 г. а записи звуков лахтака (Erignatus barbatus Erzleben) и моржа (Odobenus rosmarus L.) были получены экспедицией ВНИИРО (Чукотское и Баренцево моря) в 1977—1979 гг. и представлены нам для обработки А. Кибальчичем. Звуковые сигналы регистрировали на магнитофоны «Спутник-1М» и «Репортер-2», в качестве звукоприемного элемента использовалась пьезо-электрическая сфера диаметром 5 см. Измерения проводились под водой в диапазоне частот от 80 до 8000 Гц. Чтобы исключить влияние поверхностных шумов моря, гидрофоны погружались на глубину до 2 м.

На втором этапе в лаборатории физической этологии проводился анализ полученных записей с целью классификации как самих сигналов, так и исследуемых животных по их сигналам. Исходными данными для анализа являлись случайные временные

выборки сигналов.

Биоакустические сигналы являются преимущественно нестационарными случайными процессами. Даже в случае регистрации последовательных сигналов одного и того же животного их характеристики существенно отличаются в силу изменчивости параметров голосового

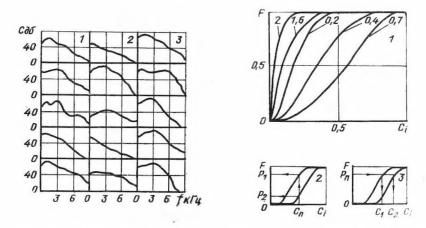


Рис. 1. Спектральная плотность мощности С (энергетический спектр) акустических сигналов ластоногих по 5 реализациям:

1 — ларги; 2 — сивуча; 3 — моржа.

Рис. 2. Примеры кумулят энергетических спектров звуковых сигналов ластоногих: 1— семейство кумулят, соответствующее частотам 0,2; 0,4; 0,7; 1,6; 2 кГц; 2 — построение характеристик обнаружения; 3 — построение энергетических спектров; C_1 — нормированные значения дисперсии сигнала, C_{Π} — пороговый уровень дисперсии, P_{Π} — пороговый уровень вероятности.

аппарата. Энергетические спектры последовательных реализаций звуковых сигналов (рис. 1) представителей 3 семейств ластоногих: настоя-(Phocidae) — ларга; ушастых тюленей (Otarriidae) щих тюленей сивуч и моржей (Odobenidae), хотя и сходны в целом, но не совпадают и варьируют случайным образом. То есть полученные энергетические спектральные характеристики, значения которых пропорциональны дисперсии сигнала, зависят от времени, что демонстрирует нестационарность измеряемого биоакустического процесса. Анализ таких процессов основан на усреднении полученных варьирующих спектральных характеристик по ансамблю реализаций (Романенко, 1974). Можно было бы просто усреднить поточечно полученные энергетичсские спектры и получись средний спектр, зависимость которого от времени была бы несколько меньше, при условии большого количества реализаций. Однако нас интересовала задача выделения устойчивых признаков в звуковых сигЭкология 65

налах т. е. получения таких характеристик, которые бы позволили из-бавиться от влияния индивидуальной изменчивости сигналов.

Эта задача решалась методом оценки спектральных характеристик, позволяющим одновременно решать задачи обнаружения и описания сигналов. Метод основан на построении семейства кумулят (интегральных функций распределения) энергетических спектров сигналов животных (рис. 2). Для интересующих исследователя частот сигналов подсчитывается накопленная вероятность попадания значений энергетических спектров в выбранные классы уровня дисперсии, в соответствии со стандартной методикой построения кумулят (Плохинский, 1970). В данном случае кумулята представляет собой зависимость вероятности не превышения дисперсий спектральной компоненты определенного уровня от величины этого уровня. Построение кумулят отражает изменчивость признака в любом диапазоне его значений, а не только в области среднего, как это имеет место при использовании коэффициента вариации, причем, чем выше крутизна кумуляты, тем меньше изменчивость признака. В этом случае ключевые признаки обладают минимальной изменчивостью. Семейство кумулят (рис. 2, 1), соответствующее различным частотам сигнала, просто преобразовывается в спектральные характеристики обнаружения и пороговые энергетические спектры С. В первом случае необходимо провести на семействе кумулят пороговую вертикальную прямую (рис. 2, 2) и отсчитать значения вероятности превышения дисперсией этого уровня. Порог определяется из условия получения заданной вероятности ложного обнаружения сигнала по фоновой кумуляте, соответствующей ситуации отсутствия изучаемых сигналов (Солуха, 1978). В целом вся процедура построения спектральных характеристик обнаружения соответствует алгоритму Неймана — Пирсона. Пороговые энергетические спектры получаются при пересечении семейства кумулят (рис. 2, 3) горизонтальной прямой, соответствующей заданному пороговому уровню вероятности (например,

Результаты исследований и обсуждение. Спектральные характеристики обнаружения для двух пороговых уровней (55 дб и 65 дб) обладают значительным сходством, однако помехоустойчивость обнаружения при пороге 65 дб выше, а следовательно, выше достоверность оценки. Энергетические спектры С отражают с вероятностью 0,95 зави-

симость уровня спектральных компонент от частоты.

На рис. З приведены спектральные характеристики обнаружения и пороговые энергетические спектры С представителей З семейств ластоногих: настоящих тюленей (лахтак и ларга), ушастых тюленей (сивуч) и моржей, а также показаны осциллограммы звуков, типичных для каждого из этих животных.

Звуковые сигналы лахтака обнаруживаются с вероятностью 0,7 в области частот 0,1—0,4 кГц (для порогового уровня 65 дб). Ниже 0,1 кГц и выше 0,4 кГц вероятность обнаружения резко снижается и достигает значения 0,1 на частоте 1,3 кГц. Звуковые сигналы ларги занимают примерно такой же частотный диапазон, но вероятность обнаружения их в области 0,1—0,4 равна 0,8.

Спектральные характеристики обнаружения сигналов представителя семейства ушастых тюленей — сивуча занимают более широкий частотный диапазон, чем такие же характеристики настоящих тюленей, представленные выше. Максимальная вероятность обнаружения, равная 0,65, приходится на область частот 0,8—1 кГц и спадает до уровня 0,1

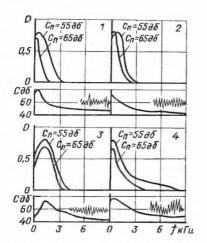
на частоте 3 кГц.

Характерно, что ушастым тюленям, обитающим преимущественно в водной среде, присущ более широкий частотный диапазон и воспринимаемых звуковых сигналов по сравнению с настоящими тюленями (Богословская, Солнцева, 1979). Это объясняется наличием ушной раковины у ушастых тюленей, обеспечивающей частотную подстройку,

которая значительно расширяет частотный диапазон воспринимаемых сигналов.

Довольно широкий частотный диапазон занимают звуковые сигналы моржа. На низких частотах (около $0.2~\mathrm{k}\Gamma\mathrm{u}$) вероятность обнаружения, равная 0.6, плавно снижается и достигает нулевого уровня на частоте $4.5~\mathrm{k}\Gamma\mathrm{u}$.

На рис. 4 приведены спектральные характеристики сигналов спокойно плывущей группы моржей, которые обнаруживаются с вероятностью 0,9 в области частот 0,7—1 кГц, и сигналы этой же группы



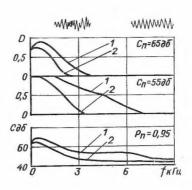


Рис. 3. Характеристики обнаружения и вероятностные спектры С коммуникационных сигналов;

1 — лахтака; 2 — ларги; 3 — сивуча; 4 — моржа.

Рис. 4. Характеристики обнаружения и вероятностный спектр C коммуникационных сигналов моржей:

1 — спокойно плывущая группа моржей; 2 — после схода крупной залежки в воду.

после схода их в воду, которые достигают значения вероятности обнаружения 0,7 в том же частотном диапазоне. Звуковые сигналы, присущие этим двум различным по характеру поведения группам моржей, имеют существенные отличия по максимальному значению вероятности обнаружения и по частотному диапазону излучаемых сигналов.

Таким образом, по характеристикам обнаружения можно проводить классификацию звуковых сигналов животных. Простота классификационной процедуры зависит от полосы частот излучаемых сигналов и от максимального значения вероятности обнаружения. Из приведенных примеров можно легко различить спектры сигналов на уровне семейства и труднее проводить классификацию сигналов на уровне вида (лахтак и ларга). Энергетические спектры С сигналов исследованных животных имеют однотипный характер и значительно уступают характеристикам обнаружения в плане их классификации.

Выводы. 1. Описанный метод анализа звуковых сигналов представителей 3 семейств ластоногих сочетает возможность решения задач

обнаружения и спектрального описания.

2. Наиболее широкополосны сигналы моржей: 0,08—5 кГц, что

обуславливает простоту классификационной процедуры.

3. Спектры сигналов настоящих тюленей (лахтака и ларги) занимают область частот 0,08—1,5 кГц и классификация их по спектральным характеристикам затруднительна.

4. Спектр сигналов ушастых тюленей (сивуча) находится в области 0,08—3 кГц и легко дифференцируется от спектров сигналов лахтака

и ларги.

5. У животных со сходным строением периферических отделов слуховой системы, наблюдаются и сходные спектральные характеристики излучаемых сигналов.

SUMMARY

Spectral characteristics of sound signals in representatives of three Pinniped families (Phocidae: Phoca vitulina, Erignathus barbatus; Otariidae: Eumetopias jubatus; Odobenidae: Odobenus rosmarus) are analyzed to show their differences. Random time samples of the signals were used as initial material for the analysis. Sound frequency ranges and values of their detection probability are given.

Богословская Л. С., Солнцева Г. Н. Слуховая система млекопитающих: сравнительно-морфологический очерк.— М.: Наука, 1979.— 36 с.

Плохинский Н. А. Биометрия.— М.: Изд-во МГУ, 1970.— 368 с. Романенко Е. В. Физические основы биоакустики.— М.: Наука, 1974.— 101 с. Солуха Б. В. Применение теории обнаружения для измерения поведенческих реакций животных.— Вестн. зоологии, 1978, № 4, с. 3—8. eer T. C. The Soner signals of the Sea Sion.—Trans Ultrasonic Eng., 1963, 10,

p. 109—111.
Schewill W. E., Watkins S. A., Ray C. Underwater sounds of Pinnipeds.—Science, 1963,

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена АН УССР

Поступила в редакцию 17.VII 1981 r.

ЗАМЕТКИ

УДК 595.422:591.53.2

Питание гамазовых клещей рода Holoparasitus (Parasitiformes, Parasitidae) паутинными клещами наблюдалось в ходе изучения экологии акарифагов, обитающих на растениях в Закарпатской обл. УССР. Клещи H. pseudoperforatus (Berlese, 1905) были найдены в очень влажных биотопах на репейничке (Agrimonia sp.) и бодяке (Cirsium sp.) в окр. с. Мокрое Перечинского р-на, H. caesius Micherdzinski, 1969— на ежевике (Rubus sp.) в окр. с. Гуклывый Воловецкого р-на (за определение клещей приносим свои благодарности доктору биол. наук Г. И. Щербак). В лабораторных условиях клещи обоих видов охотно поедали все фазы развития паутинного клеща Tetranychus urticae Koch и взрослых жертв. Самки откладывали яйца, из которых выходили непитающиеся личинки. Через 12—13 суток при 20—22° С были получены молодые особи, которые спаривались но яиц не откладывали.

Таким образом, оба вида голопаразитусов могут играть известную роль в регулировании численности паутинных клещей на растениях. Установленный факт питания этих гамазид тетраниховыми клещами интересен и тем, что круг их жертв известен далеко не полно.— Л. А. Колодочка

(Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена, Киев).